

REGISTRO DE UNA AGREGACIÓN DE *Pyrosoma atlanticum* PERÓN 1804, (THALIACEA, TUNICATA) EN AGUAS DE LA ISLA DE EL HIERRO, ISLAS CANARIAS

M. Tobeña* & A. Escáñez

Departamento de Biología Animal (UDI Ciencias Marinas)

Facultad de Biología. Universidad de La Laguna

Campus de Anchieta, Avenida Astrofísico Francisco Sánchez s/n. CP: 382006

*email: mtobenam@ull.es

RESUMEN

Se documenta por primera vez una agregación de colonias vivas del pirocómodo (*P. atlanticum*) en las islas Canarias. Se capturaron un total 337 individuos en un solo lance de pesca de arrastre mesopelágico, con un tamaño medio de 179.29 mm (± 53.28 mm). El contenido en carbono de las colonias se estimó entre $2 \cdot 10^{-4}$ g/m² y 0.04 g/m². Se discute la importancia de estas agregaciones en el transporte de carbono entre capas del océano.

Palabras clave: *Pyrosoma atlanticum*, agregación, transporte de carbono, islas Canarias.

ABSTRACT

An aggregation of live pyrosomes's colonies (*P. atlanticum*) in the Canary Islands is registered for the first time. A total 337 of individuals were captured in a single set of midwater trawling, with average sizes of 179.29 mm (± 53.28 mm). Estimation of the carbon content of the colonies sampled was $2 \cdot 10^{-4}$ g/m² and 0.04 C g/m². The importance of these aggregations in the transport of carbon between ocean layers is discussed.

Key words: *Pyrosoma atlanticum*, jelly-falls, carbon flux, Canary Islands.

1. INTRODUCCIÓN

El orden Pyrosomatida está compuesto por tunicados holoplanctónicos que forman colonias tubulares y se caracterizan por producir bioluminiscencia (METCALF & HOPKINS [21]). En la actualidad este orden está compuesto por tres géneros y ocho especies (SOEST [28]). Los pirocosomas habitan aguas cálidas y templadas de todos los océanos, sin embargo la distribución de muchas de sus especies es poco conocida debido a la escasa aparición en los muestreos planctónicos (ESNAL [10]). *Pyrosoma atlanticum* (Perón, 1804) es la especie de la que se tienen más registros dentro de la familia Pyrosomatidae; se han observado individuos en los océanos Atlántico, Pacífico e Índico, entre 50°N y 50° S (SOEST [28], ANGEL

[2], ESNAL [10], PALMA & APABLAZA [23]). Respecto a su distribución en profundidad, *P. atlanticum* es un migrador nocturnal capaz de realizar largas travesías verticales en función de la longitud de la colonia y del área donde se encuentre, desde 90 m hasta superficie en colonias de 0.3 cm y de 200 a 800 m, en colonias superiores a los 5 cm (DRITS *et al.* [8], PALMA & APABLAZA [23], ANDERSEN & SARDOU [1]). En el Pacífico sur se han registrado migraciones verticales de un máximo de 200 m, en el Mediterráneo catalán de 800 m observándose un récord de profundidad de 1300 m (TRÉGOUBOFF [31], ANDERSEN & SARDOU [1], ECKERT *et al.* [9], DAVENPORT & BALAZS [7], DRITS *et al.* [8], PALMA & APABLAZA [23]). En todas estas áreas es capaz de formar densas agregaciones (GOY [11], DRITS *et al.* [8], PALMA & APABLAZA [23]). No obstante, han sido registradas en escasas ocasiones y se han dado en Costa de Marfil (Golfo de Guinea), en la planicie abisal cercana a Madeira, en Australia, Azores y en el Mediterráneo (ROE [27], LEBRATO & JONES [17], LEBRATO *et al.* [18]). En la mayoría de los casos estas observaciones fueron realizadas sobre ejemplares muertos, depositados sobre el fondo marino.

Sus densas agregaciones tienen un impacto sobre la comunidad fitoplanctónica que las rodea, debido a que *P. atlanticum* es una especie filtradora, que se alimenta principalmente de nanoplankton como cocolitofóridos, diatomeas, silico-flagelados y también de pequeños crustáceos. Se han medido volúmenes de filtración de 35 l/h en colonias con un tamaño medio de 17.9 μ m (PERISSINOTTO *et al.* [24]).

En los últimos años se ha estudiado su papel en las cadenas tróficas marinas, siendo importante como presa para 62 especies de peces, tres de tortugas, dos de albatros y un león marino (HARBISON [12], JAMES & STAHL [14], CHILDERHOUSE *et al.* [6], HEDD & GALES [13]). Además, contribuyen al flujo de energía y materia entre capas de los océanos cuando sus cuerpos se depositan en el fondo una vez muertos, fenómeno denominado como cascada de gelatinosos. Sobre este último hecho se han observado deposiciones de más de 2.000 carcasas de *P. atlanticum* en los taludes continentales a más de 3.000 m de profundidad, (CACCHIONE *et al.* [5], MIYAKE *et al.* [22], BILLET *et al.* [4], PERISSINOTTO *et al.* [24], YAMAMOTO *et al.* [35]). La descomposición de sus cuerpos incrementa la concentración de nutrientes, como el nitrógeno orgánico disuelto y el fósforo, entre 8 y 25 veces en comparación a su concentración normal en la columna de agua (WEST *et al.* [32,33], LEBRATO *et al.* [17]). También incrementan el flujo vertical de carbono desde las capas superficiales hacia bentónicas del océano, con una media superior a los 5 g C m⁻² y llegando alcanzar valores de 78 g C m⁻², dependiendo de su concentración final en relación con la morfología del lecho marino (DAVENPORT & BALAZS [7], BILLET *et al.* [4]). Este carbono puede ser canalizado por bacterias hacia la columna de agua y el bentos, contribuyendo de manera muy significativa a la alimentación de los microbios detritívoros, así como de invertebrados bentónicos (ROE [27], LEBRATO *et al.* [17], RIEMANN *et al.* [25], TITELMAN *et al.* [30]). Por todos estos hechos, se pone de manifiesto la importante contribución de esta especie al flujo activo y pasivo de carbono en los océanos, teniendo en cuenta además que acortan en gran medida la cadena trófica entre los organismos nanoplantónicos y los consumidores macrotróficos, con el consiguiente ahorro de energía entre niveles tróficos.

En este trabajo se describe por primera vez para las islas Canarias una agregación de colonias vivas de *P. atlanticum* así como también se estiman las cantidades de carbono y biomasa contenidas en las mismas.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

Los ejemplares de *P. atlanticum* fueron capturados durante la campaña oceanográfica ZIFIOCAL-I realizada a bordo del B/E “La Bocaina” en Junio de 2009 (Fig.1). Se realizaron un total de 20 arrastres mesopelágicos, repartidos entre el Sur de la Isla de El Hierro (Mar de Las Calmas) y en el Suroeste de la isla de Tenerife. La posición exacta de los lances en los que se capturaron *P.atlanticum*, tiempo de pesca, profundidad, fecha y hora del día se representan en la tabla 1. Se registró a tiempo real la profundidad a la que se encontraba la capa de reflexión profunda, mediante el uso de dos ecosondas SIMRAD EK-60 operando a 38 y 120 KHz.

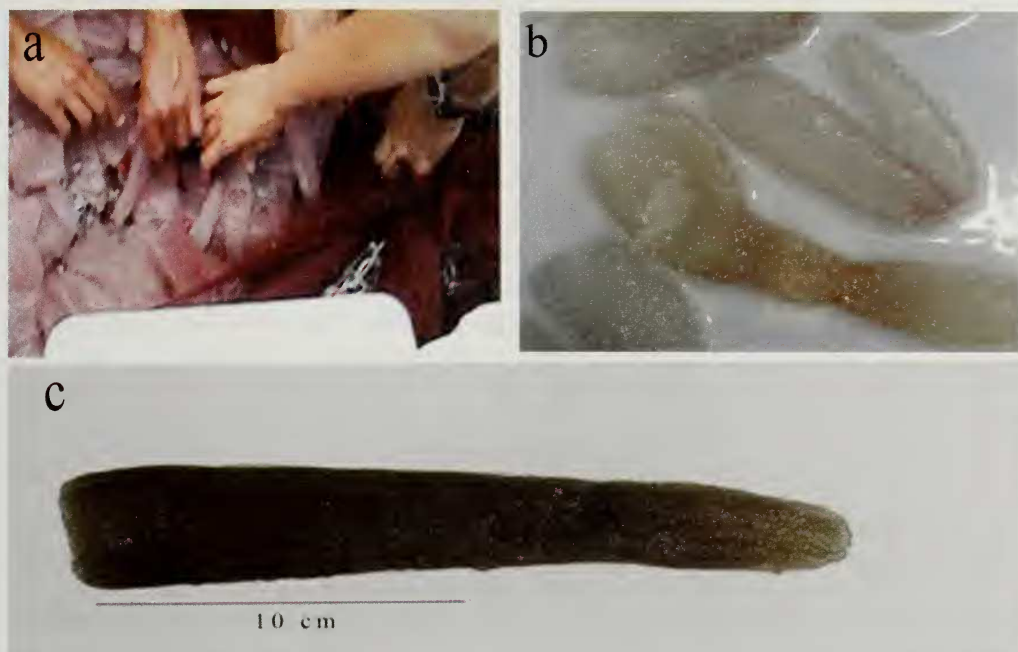


Figura 1.- a) Aspecto del copo de pesca del lance EH-3 a bordo; b) cajas con ejemplares de *P. atlanticum*, recolectados; c) *Pyrosoma atlanticum*.

Lance	Isla	Fecha	Tiempo	Latitud	Longitud	P.p. (m)	P.f. (m)
1	EH	02/06/2009	22:00- 23:05	27°39,741'N	18°40,147'W	242-253	1434 – 1510
2	EH	03/06/2009	00:56- 02:06	27°40,148'N	18°40,147'W	497-793	1501 – 1463
3	EH	03/06/2009	13:36- 14:31	27°39,741'N	18°05,596'W	532-604	1435 – 1444
4	EH	03/06/2009	16:20- 17:10	27°39,167'N	18°03,871'W	794-822	1516 – 1414
8	EH	05/06/2009	16:54- 17:55	27°40,117'N	18°06,975'W	651-846	1490 – 1444
14	TF	06/06/2009	23:45-00:45	28°06,358'N	16°50,646'W	125-130	1138 – 1278
18	TF	07/06/2009	23:45-00:45	28°07,071'N	16°51,325'W	475-592	1145 – 1256
19	TF	08/06/2009	21:35-22:40	28°04,367'N	16°48,707'W	370-502	1317 – 1139
20	TF	08/06/2009	23:40-00:40	28°06,610'N	16°50,801'W	238-288	1091 – 1204

Tabla 1.- Resumen de características de los lances. P.p.: profundidad de pesca. P.f.: profundidad al fondo. EH: El Hierro. TF: Tenerife.

La profundidad de pesca y abertura de la red fueron registradas mediante el uso de una sonda de red SCANMAR.

Se tomaron datos hidrográficos de temperatura, salinidad hasta 1000 m de profundidad, en tres estaciones dentro de la línea de pesca tanto en la isla de El Hierro como de Tenerife, para ello se empleó una sonda multiparamétrica de conductividad, temperatura y profundidad (CTD) de la casa RBR modelo X-110 (Fig. 3).

Las medidas de longitud (TL) y anchura máxima se realizaron a una submuestra de 29 individuos (Fig. 2). Se estimó el contenido en carbono de dos maneras. Aplicando una regresión específica para esta especie formulada por ANDERSEN & SARDOU [1]:

$$\mu\text{g C}=12.54 (\text{TL})^{1.90}$$

Y una segunda manera, en que primero se calculó el peso seco mediante la ecuación de MAYZAUD *et al.* [20] que transforma los datos de longitud total de las colonias muestreadas en su peso seco:

$$\text{Peso seco}=10^{(-1.804+1.692\log\text{TL})}$$

El peso seco total se calculó realizando la media del peso seco por individuo y extrapolando al conjunto de animales capturados en el lance. En base a LEBRATO & JONES [17] se estimó el carbono de los individuos de *P.atlanticum* del lance, a partir del peso seco total: carbono inorgánico 0'17%, orgánico un 34'9% y carbono total 35'08%. Los datos resultantes de contenido en carbono se utilizaron para estimar la biomasa en cada intervalo de profundidad.

3. RESULTADOS

Se capturaron un total de 380 ejemplares de *P.atlanticum* en nueve lances de pesca de los 20 efectuados entre las islas de El Hierro y Tenerife (Tabla 1, Fig. 1 y Fig. 2), de los cuales 337 individuos se obtuvieron en un solo lance diurno en la isla de El Hierro a una profundidad comprendida entre los 532 y 604 m, coincidiendo con la capa de reflexión profunda,

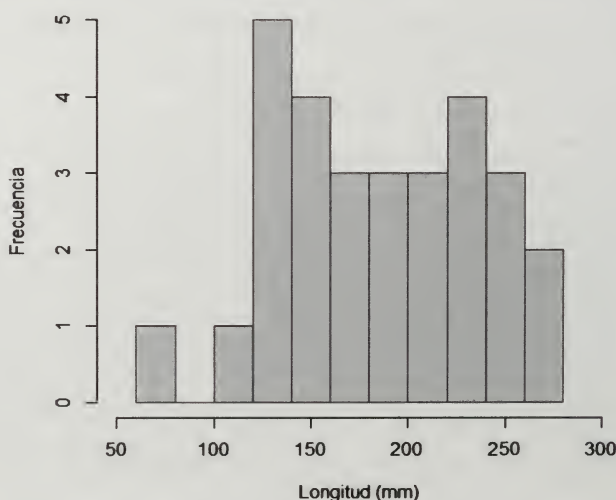


Figura 2. Distribución de tallas de los 29 individuos muestreados (*P. atlanticum*).

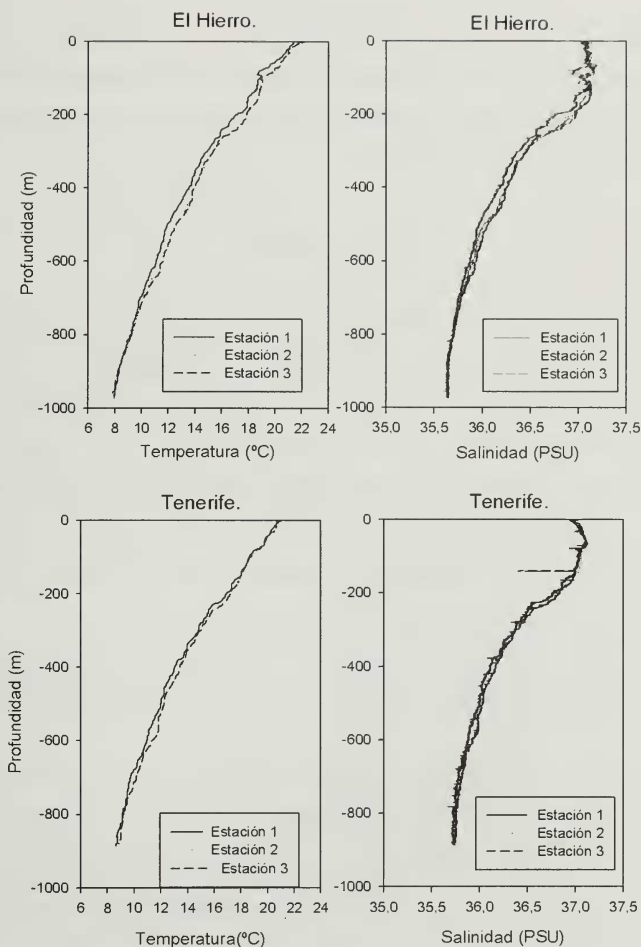


Figura 3.- Perfiles de temperatura y salinidad registrados en las estaciones de CTD. Arriba: El Hierro. Abajo: Tenerife.

Lance	Long. Media (mm)	Nº ind	Nº ind/m ²	P. lance total	C g (L*)	(L*) C g/m ²	Reg.	(A*) C g/m ²
2	167.24	14	0.00015	1911.61	670.40	0.002491545	0.21	1.155·10 ⁻⁵
3	203.28	337	0.00397	52934.00	18563.95	0.041270307	0.30	0.000228189
4	181.46	10	0.00011	1402.07	491.71	0.002665602	0.25	1.261·10 ⁻⁵

Tabla 2.- Peso seco de los individuos capturados y muestreados por lance, y sus porcentajes de carbono. Long. Media: longitud media de los individuos en milímetros; Nº.ind; número de individuos por lance; Nº.ind/m²: número de individuos por m² muestreado; P. lance total: peso seco total para todos los individuos capturados por lance según MAYZAUD (2007); (L*): biomasa a partir del carbono estimado según LEBRATO, 2009; A*: contenido en carbono de los individuos totales por lance según ANDERSEN & SARDOU, 1994.

a una temperatura de 13,29 °C y salinidad de 35,98 psu (Fig.3). La longitud media de las colonias fue de 179.29 mm (± 53.28 mm) y su ancho de 36.8 mm (± 12.10 mm). La estructura de tallas se muestra en la figura 2. Los contenidos medios en peso seco fueron de 157 g, y de carbono total entre $2 \cdot 10^{-4}$ y 0.04 g/m². Los datos obtenidos del peso de los individuos capturados de *P.atlanticum* se detallan en la tabla 2.

4. DISCUSIÓN

Las agregaciones de *P.atlanticum* suelen acontecer a finales de primavera y/o a principios de verano y están relacionados con eventos de afloramientos de aguas ricas en nutrientes y floraciones algales (LEBRATO & JONES [17]; LEBRATO *et al.* [19]). Dentro de la región macaronésica se han observado dos agregaciones más, en Azores y en Madeira. En esta última zona también se registró durante la época estival (ROE *et al.* [27], LEBRATO *et al.* [19]). Todas estas agregaciones correspondieron a observaciones de individuos muertos o moribundos sobre el fondo. La misma observación fue realizada en El Hierro en julio de 1987, en donde los pirocómidos aparecían acumulados en aguas costeras alrededor de los 25 m de profundidad y eran consumidos por peces como los meros (*Epinephelus marginatus*) (A. Brito com. pers.).

Las metodologías empleadas hasta el momento que han permitido registrar estas deposiciones de gelatinosos, están basadas en diferentes sistemas, generalmente cámaras submarinas, vehículos submarinos autónomos tripulados y no tripulados (ROV) y pescas de arrastre bentónico.

La observación de una agregación pelágica de pirocosomas vivos como la realizada en la isla de El Hierro puede considerarse el paso previo al origen de una cascada de gelatinosos, la detección de esta ha sido posible gracias al empleo de técnicas de muestreo propias del estudio del micronecton pelágico. Estas técnicas se basan en el uso de redes de arrastres que cuentan con grandes tamaños de boca (160 m²) en comparación con las técnicas generalmente empleadas para el estudio de organismos planctónicos que usan redes con bocas de mucho menor tamaño (0,125-0,25 m²).

Tras la muerte y hundimiento de estas agregaciones de organismos gelatinosos empieza un proceso de sedimentación que está influido por numerosos factores, tales como las corrientes marinas y la topografía del fondo que hacen que los individuos muertos se concentren en ciertas partes sobre el fondo, principalmente en cañones y laderas con alta inclinación, distribuyéndose en forma de parches. Estos parches a su vez actúan como atractivos de organismos bentónicos carroñeros, tales como crustáceos decápodos y distintas clases de equinodermos contribuyendo significativamente a la cadena trófica de las comunidades bentónicas (SWEETMAN & CHAPMAN, [29], BILLET *et al.* [4]). Este proceso es una vía rápida de transporte de materia orgánica particulada (MOP) entre el sistema pelágico y bentónico, liderada por los organismos gelatinosos (WIEBE *et al.* [34], ROBISON *et al.* [26]).

Algunos autores han estimado la biomasa transportada por *P. atlanticum* en diferentes regiones del mundo. Así en 2003 Lavaniego en el Sur de California obtuvo valores de 0.0003647 ± 0.000220 g Cm⁻² con picos superiores a 0.0005 g Cm⁻² en periodos fríos. En Azores las estimas de carbono transportado por *P. atlanticum* fueron de 0.01 g C m ANGEL [2]. La variación en el contenido de carbono de los individuos está relacionada con su tamaño y este con la temperatura de la región y la edad de los ejemplares.

En el total de los 20 lances de pesca realizados las capturas de *P. atlanticum* fueron generalmente escasas, 11 lances con captura nula y 9 con presencia de la misma, con números comprendidos entre 1 y 18 individuos a excepción del lance EH-3 donde se capturaron 337 individuos. Esto representa un incremento de la captura media por lance de 17 veces. Este fuerte aumento de abundancia puede estar relacionado por factores oceanográficos locales. A este respecto la zona de captura (Mar de Las Calmas) se caracteriza por la presencia de una estela cálida a sotavento de la isla de El Hierro. Esta zona de aguas calmadas produce un estancamiento de la masa de agua, haciendo que tenga mayor temperatura que las masas de aguas adyacentes, así como una mayor estratificación de la columna de agua, esto es conocido como efecto de masa de isla. Las estelas son zonas donde se acumulan organismos planctónicos (BARTON [3], LANDEIRA *et al.* [15][16]) y este efecto puede estar relacionado también con la observación de la agregación de *P. atlanticum* descrita en el presente estudio.

Los organismos gelatinosos planctónicos tales como pirocópidos, sálpidos, doliólidos, apendicularias, sifonóforos y medusas pueden ser importantes en el flujo activo y pasivo de materia orgánica y energía entre el sistema pelágico y bentónico de las islas Canarias. Esto debería ser tenido en cuenta en futuros estudios.

5. AGRADECIMIENTOS

Damos las gracias a la Consejería de Agricultura, Ganadería y Pesca del Gobierno de Canarias, por su colaboración y ofrecimiento del B.E. La Bocaina para la realización de la campaña. A los investigadores Natacha Aguilar, Alejandro Vicente Ariza, José María Landeira, Celso Agustín Hernández, Fernando Bordes, Patricia Arranz y Alberto Brito. Este trabajo ha sido financiado por el proyecto: “Detección acústica, comportamiento y uso del hábitat en cetáceos odontocetos de buceo profundo” de La Universidad de La Laguna, Woods Hole Oceanographic Institution y la Oficina de Investigación Naval del Gobierno de EEUU. Y por el proyecto CETOBAPH-CGL2009-1311218, del Ministerio de Ciencia e Innovación.

6. BIBLIOGRAFÍA

- [1] ANDERSEN V. & J. SARDOU, 1994. *Pyrosoma atlanticum* (Tunicata, Thaliacea): diel migration and vertical distribution as a function of colony size. *Journal of Plankton Research* 16(4): 337-349
- [2] ANGEL M.V., 1989. Vertical profiles of pelagic communities in the vicinity of the Azores Front and their implications to deep ocean ecology. *Progress Oceanography* 22:1-46
- [3] BARTON E.D., G. BASTERRETxea, P. FLAMENT, E.G. MITCHELSON-JACOB, B. JONES, J. ARÍSTEGUI & F. HERRERA, 2000. Lee of Gran Canaria. *Journal of Geophysical Research*, 105, 17173-17193
- [4] BILLET D.S.M., B.J. BETT, C.L. JACOBS, I.P. ROUSE & B.D. WIGHAM, 2006. Mass deposition of jellyfish in the deep Arabian Sea. *Limnology and Oceanography* 51: 2077-2083.
- [5] CACCHIONE D.A., G.T. ROWE & A. MALAHOFF, 1978. *Submersible investigation of outer Hudson submarine canyon*. In: Stanley, DJ & G Kelling (eds). *Sedimentation in Canyons, Fans and Trenches*. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg: 42-50.

- [6] CHILDERHOUSE S., DIX B. & N. GALES, 2001. Diet of New Zealand sea lions (*Phocarcos hookeri*) at the Auckland Islands. *Wildlife Research* 28:291–298
- [7] DAVENPORT C.J. & G.H. BALAZS, 1991. “Fiery pyrosomas”: are pyrosomas an important items in the diet of leatherback turtles? *British Herpetological Society Bulletin* 37: 33–38.
- [8] DRITS A.V., E.G. ARASHKEVICH & T.N. SEMENOVA, 1992. *Pyrosoma atlanticum* (Tunicata, Thaliacea): grazing impact on phytoplankton standing stock and role in organic carbon flux. *Journal of Plankton Research* 14(6): 799–809
- [9] ECKERT, S. A., NELLIS, D. W., ECKERT, K. L. & G.L. KOOYMAN, 1986. Diving patterns of two leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*) during interesting intervals at Sandy Point, St. Croix, U.S. Virgin Islands. *Herpetologica* 42, 381–388.
- [10] ESNAL, G., 1999. Pyrosomatida. In: D. Boltovskoy (ed.). South Atlantic Zooplankton. Backhuys Publishers, Leiden, Vol. 2: 1423–1444.
- [11] GOY, J. 1977. Migrations vertical du zooplancton. *Rés Camp. Mer, CNEXO*, 13: 71–73.
- [12] HARBISON, G.R. 1998. The parasites and predators of Thaliacea. In: Bone Q(ed) The biology of pelagic tunicates. Oxford University Press. Oxford, p187–214.
- [13] HEDD A. & R. GALES, 2001. The diet of shy albatrosses (*Thalassarche cauta*) at Albatros Island, Tasmania. *Journal of Zoology* (Lond) 253:69–90.
- [14] JAMES G.D. & J.C. STAHL, 2000. Diet of southern Buller’s albatross (*Diomedea bulleri bulleri*) and the importance of fishery discards during chick rearing. *New Zealand Journal of Marine & Freshwater Research* 34:435–454
- [15] LANDEIRA J.M., F. LOZANO-SOLDEVILLA, S. HERNÁNDEZ-LEON & E.D. BARTON, 2009. Spatial variability of planktonic invertebrate larvae in the canary islands area. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*.
- [16] LANDEIRA J.M., F. LOZANO-SOLDEVILLA, S. HERNÁNDEZ-LEON & E.D. BARTON, 2009. Horizontal distribution of invertebrate larvae around the oceanic island of Gran Canaria: the effect of mesoscale variability. *Scientia Marina*, 73(4), 757–767.
- [17] LEBRATO M. & JONES D.O.B., 2009. Mass deposition event of *Pyrosoma atlanticum* carcasses off Ivory Coast (West Africa). *Methods* 54(4): 1197–1209.
- [18] LEBRATO M., M. PAHLOW, A. OSCHLIES, K. PITT, D.O.B. JONES, C.J. MOLINERO & R.H. CONDON, 2011. Depth attenuation of organic matter export associated with jelly falls. *Limnology and Oceanography* 56(5): 1917–1928.
- [19] LEBRATO M., K. PITT, A.K. SWEETMAN, D.O.B. JONES, J.E. CARTES, A. OSCHLIES & R.H. CONDON, 2012. Jelly-falls historic and recent observations: a review to drive future research directions. *Hydrobiologia*, 690(1): 227–245.
- [20] MAYZAUD P., M. BOUTOUTE, R. PERISSINOTTO & P. NICHOLS, 2007. Polar and Neutral Lipid Composition in the Pelagic Tunicate *Pyrosoma atlanticum*. *Lipids* 42(7):647–657
- [21] METCALF M.M. & H.S. HOPKINS, 1919. Pyrosoma. A taxonomic study based upon the collection of United States Bureau of Fisheries and United States National Museum. *Bulletin United States National Museum* 100(2): 195–272.
- [22] MIYAKE H., D.L. LINDSAY, KITAMURA M. & S. NISHIDA, 2005. Occurrence of the scyphomedusa *Parumbrosa polylobata* Kishinouye, 1910 in Suruga Bay, Japan. *Journal of Plankton Biology and Ecology* 52: 58–66.

- [23] PALMA S. & P. APABLAZA, 2004. Primer registro de *Pyrosoma atlanticum* Perón, 1804 en aguas costeras del Sistema de la Corriente de Humboldt (Tunicata, Thaliacea, Pyrosomatidae). *Investigaciones Marinas, Valparaiso*, 32(2):133-136.
- [24] PERISSINOTTO R., P. MAYZAUD, P.D. NICHOLS & J.P. LABAT, 2007. Grazing by *Pyrosoma atlanticum* (Tunicata , Thaliacea) in the south Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 330: 1-11.
- [25] RIEMANN L, J TITELMAN & U BÅMSTEDT, 2006. Links between jellyfish and microbes in a jellyfish dominated fjord. *Marine Ecology Progress Series* 325:29-42
- [26] ROBISON, B. H., K. R. REISENBICHLER, & R. E. SHERLOCK, 2005. Giant larvaecan houses: Rapid carbon transport to the deep sea floor. *Science* 308: 1609-1611
- [27] ROE H.S.J., D.S.M. BILLET & R.S. LAMPITT, 1990. Benthic/ midwater interactions on the Madeira Abyssal Plain; evidence for biological transport pathways. *Progress Oceanography* 24: 127-140
- [28] SOEST VAN R.W.M. 1981. A monograph of the order Pyrosomatida (Tunicata, Thaliacea). *Journal of Plankton Research*, 3(4): 603-631
- [29] SWEETMAN A.K. & CHAPMAN A., 2011. First observations of jelly-falls at the sea-floor in a deep-sea fjord. Deep Sea Research Part I: *Oceanographic Research Papers* 58(12): 1206-1211.
- [30] TITELMAN J., L. RIEMANN, T.A. SORNES, T. NILSEN, P. GRIEKSPoor & U. BARNSTED, 2006. Turnover of dead jellyfish: stimulation and retardation of microbial activity. *Marine Ecology Progress Series* 325: 43-58
- [31] TRÉGOUBOFF G. 1956. Prospection biologique sous-marine dan la region de Villefranche-sur-Mer in juin 1956. *Bulletin del'Institut Océanographique Monaco* 1085:1-24.
- [32] WEST E.J., K.A. PITT, D.T. WELSH, K. KOOP & D. RISSIK, 2009. Top-down and bottom-up influences of jellyfish on primary productivity and planktonic assemblages. *Limnology and Oceanography* 54: 2058-2071.
- [33] WEST E.J., D.T. WELSH & K.A. PITT, 2009. Influence of decomposing jellyfish on sediment oxygen demand and nutrient dynamics. *Hydrobiologia* 616: 151-160.
- [34] WIEBE, P. H., L. P. MADIN, L. R. HAURY, G. R. HARBISON, & L. M. PHILBIN, 1979. Diel vertical migration by *Salpa aspersa* and its potential for large-scale particulate organic matter transport to the deep sea. *Marine Biology* 53: 249-255.
- [35] YAMAMOTO J., M. HIROSE, T. OHTANI, K. SUGIMOTO, K. HIRASE, N. SHIMAMOTO, T. SHIMURA, N. HONDA, Y. FUJIMORI & T. MUKAI, 2008. Transportation of organic matter to the sea floor by carrion falls of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* in the Sea of Japan. *Marine Biology* 153: 311-317.

